Journal of Agroecology
Vol. 11, No.2, Summer 2019, p. 723-737

نشریه بوم شناسی کشاورزی
جلد ۱۱، شماره ۲، تابستان ۱۳۹۸، ص ۷۳۷-۷۲۳

اثر تنش کم‌آبی انتهای فصل بر خصوصیات فیزیولوژیکی منابع جاری، ذخیره‌ای و ظرفیت تولیدی ارقام گندم نان (*Triticum aestivum* L.) مناطق معتدله

فرحناز صیادی[۱]، محسن سعیدی[۲*]، سعید جلالی‌هنرمند[۲]، شهریار ساسانی[۳] و محمداقبال قبادی[۲]

تاریخ دریافت: ۱۳۹۶/۰۷/۲۸
تاریخ پذیرش: ۱۳۹۷/۰۲/۱۵

صیادی، ف.، سعیدی، م.، جلالی هنرمند، س.، ساسانی، ش.، و قبادی، م.ا. ۱۳۹۸. اثر تنش کم‌آبی انتهای فصل بر خصوصیات فیزیولوژیکی منابع جاری، ذخیره‌ای و ظرفیت تولیدی ارقام گندم نان (*Triticum aestivum* L.) مناطق معتدله. بوم‌شناسی کشاورزی، ۱۱ (۲): ۷۳۷-۷۲۳.

چکیده

میزان عملکرد گیاهان توسط اثر متقابل محیط و ژنتیک تعیین می‌شود. در بین عوامل محیطی، تنش کم‌آبی در اکثر مناطق کشاورزی ایران در جلوگیری از دستیابی به عملکرد مطلوب گیاهان زراعی ازجمله گندم (*Triticum aestivum* L.) نقش مهمی دارد. بنابراین، این تحقیق به‌منظور بررسی نحوه تأثیر تنش کم‌آبی پس از گلدهی بر خصوصیات فیزیولوژیک منابع جاری و ذخیره‌ای ارقام گندم مناطق معتدله شامل: دو رقم با تیپ رشد بهاره (سیوند و سیروان) و دو رقم با تیپ رشد بینابین (پیشگام و اروم) انجام شد. این پژوهش در سال زراعی ۹۵-۱۳۹۴در دانشگاه رازی کرمانشاه به‌صورت طرح کرت‌های خردشده بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار انجام شد. تیمار تنش کم‌آبی در دو سطح شامل: شاهد و قطع کامل آبیاری پس از گلدهی در کرت‌های اصلی و رقم‌ها در کرت‌های فرعی قرار گرفتند. بر اساس نتایج به‌دست آمده، اعمال تنش کم‌آبی به‌طور متوسط موجب ۳۶، ۲۸، ۲۴ و ۲۶ درصد کاهش عملکرد دانه به ترتیب در ارقام سیوند، سیروان، پیشگام و اروم گردید. ۷ و ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی در شرایط شاهد رطوبتی به ترتیب ارقام سیوند و سیروان بیشترین سرعت فتوسنتز (به ترتیب با ۲۴/۵ و ۲۱/۹ میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع در ثانیه)، سرعت تعرق، هدایت روزنه‌ای و کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II و پایین‌ترین دمای برگ و در هر دو مرحله مذکور رقم اروم کمترین مقادیر صفات فوق را داشتند. تنش کم‌آبی دمای برگ را ۷ و ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی افزایش و سرعت فتوسنتز غلظت CO_2 اتاقک روزنه‌ای، هدایت روزنه‌ای، سرعت تعرق و حداکثر کارایی فتوشیمیایی را به‌طور معنی‌داری کاهش داد. رقم پیشگام بالاترین مقدار انتقال مجدد را در هر دو شرایط رطوبتی داشت. سهم انتقال مجدد در شکل‌گیری عملکرد دانه در ارقام موردبررسی کمتر از ۳۰ درصد بود. با توجه به نتایج به‌دست آمده، ارقام تیپ رشد بهاره در مقایسه با تیپ رشد بینابین در کشت پاییزه ازنظر عملکرد دانه حساسیت بیشتری نسبت به تنش کم‌آبی پس از گلدهی داشتند و کاشت آنها در این شرایط با کاهش عملکرد دانه بیشتری توأم همراه خواهد بود.

واژه‌های کلیدی: انتقال مجدد، دمای برگ، سرعت تعرق، سرعت فتوسنتز، فلورسانس کلروفیل

مقدمه

گندم نان (*Triticum aestivum* L.) مهم‌ترین گیاهی است که در سطح جهان کشت می‌شود و امنیت غذایی جوامع بشری با تولید این گیاه همبستگی دارد. با توجه به افزایش جمعیت جهان به حدود نه میلیارد نفر تا سال ۲۰۵۰ میلادی و نیاز غذایی بیشتر، افزایش تولید در

۱- دانش آموخته دکتری زراعت-فیزیولوژی گیاهان زراعی، گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه.
۲- دانشیار گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه.
۳- استادیار بخش تحقیقات علوم زراعی و باغی، مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی کرمانشاه، سازمان تحقیقات و آموزش کشاورزی،کرمانشاه.

(*- نویسنده مسئول: (Email: msaeidi@razi.ac.ir
Doi:10.22067/jag.v11i2.68087

واحد سطح این گیاه از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است (Moheb et al., 2011; Reynolds et al., 2010). بر اساس اطلاعات موجود نرخ افزایش عملکرد گندم جهت دستیابی به تأمین نیاز غذایی در سال ۲۰۵۰ به‌طور معنی‌داری پایین است (CIMMYT, 2014). تنش‌های محیطی مهم‌ترین عوامل در جلوگیری از دستیابی به عملکردهای بالا در گیاهان زراعی ازجمله گندم می‌باشند. در میان انواع تنش‌ها، تنش خشکی از مهمترین عوامل اصلی تهدیدکننده تولید گندم در مناطق خشک و نیمه‌خشک جهان (مانند اکثر مناطق کشاورزی ایران) می‌باشد (Ashraf, 2009; Farooq et al., 2014) که با تغییر اقلیم تأثیر آن روز به روز بیشتر می‌شود (Paul et al., 2016).

اگرچه خشکی مانع دستیابی به عملکرد مناسب گندم در همه مراحل رشد می‌شود، اما طی مراحل گلدهی و پر شدن دانه اهمیت آن بسیار بیشتر است و وقوع آن در این مرحله سبب کاهش شدیدتر عملکرد دانه می‌گردد (Farooq et al., 2014; Cui et al., 2015). در مناطق با اقلیم مدیترانه‌ای مانند اکثر مناطق کشاورزی ایران، تنش خشکی در مزارع گندم به‌طور غالب در مراحل گلدهی و پس‌ازآن به وقوع پیوسته و سبب کاهش معنی‌دار عملکرد دانه می‌شود. در این مناطق، تنش خشکی پس از گلدهی گندم حتی در زمین‌های آبی نیز رایج است و ممکن است ناشی از خشکی هوا و پتانسیل تبخیر و تعرق بالا باشد (Eskandari & Kazemi, 2010). در چنین مناطقی وقوع تنش خشکی در مرحله پر شدن دانه گندم امری اجتناب‌ناپذیر است و از طریق کاهش سرعت رشد (Galle et al., 2010)، کاهش سرعت فتوسنتز (Yang & Zang, 2006) و تسریع پیری برگ‌ها (Martinez et al., 2003) سبب کاهش وزن دانه و افت عملکرد (Abdoli & Saeidi., 2012) می‌شود. لذا اصلاح برای محیط‌های نامطلوب، نیاز به درک عمیق فرایندهای تعیین‌کننده عملکرد دارد (Blanco et al., 2000). به‌طوری‌که به روش‌های گوناگون سعی در معرفی و انتخاب ارقام گندم مقاوم به تنش خشکی شده است. درک بهتر فیزیولوژی عملکرد دانه می‌تواند به افزایش عملکرد گیاهان زراعی ازجمله گندم کمک نماید (Slafer et al., 2014).

شکل‌گیری عملکرد دانه در غلات وابسته به فراهم شدن کربن از دو منبع عمده مواد پرورده شامل: (۱) فتوسنتز جاری که مستقیماً مواد پرورده را به دانه‌ها منتقل می‌کند و (۲) انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها از مخازن ذخیره‌ای مانند ساقه‌ها که قبل یا بعد از گلدهی مواد پرورده‌ها در آنها به‌طور موقت ذخیره‌شده است و در اواخر دوره پر شدن دانه به‌صورت منبع مواد پرورده عمل می‌کنند (Ehdaie et al., 2008) می‌باشد. فتوسنتز جاری از مهم‌ترین منابع کربوهیدرات جهت پر شدن دانه‌ها است (Ehdaie et al., 2008). همچنین تنوع ژنتیکی وسیعی برای انتقال مجدد در بین ژنوتیپ‌های مختلف گندم گزارش‌شده است (Ehdaie et al., 2006) هنگامی‌که فعالیت فتوسنتزی در طی تنش خشکی یا تنش گرمایی پس از گرده‌افشانی کاهش می‌یابد، پر شدن دانه بستگی به مواد ذخیره‌شده دارد که ممکن است ۲۲ تا ۸۰ درصد ماده خشک تجمع یافته در دانه باشد (Zhou et al., 2006). در بررسی که توسط سعیدی و همکاران (Saeidi et al., 2012) بر روی ارقام مختلف گندم انجام شد، مشخص گردید که فتوسنتز جاری و انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها از ساقه به دانه به ترتیب در حدود ۴۳ و ۳۲ درصد در پرشدن دانه سهم داشتند. این نتایج نشان داد که نقش فتوسنتز جاری در شکل‌گیری عملکرد دانه نسبت به نقش انتقال مجدد بیشتر است. بر اساس نتایج بررسی فاروق و همکاران (Farooq et al. 2014) بر روی ارقام مختلف گندم، آنها نتیجه‌گیری نمودند که بروز تنش کم‌آبی طی مراحل گلدهی و پرشدن دانه سبب کاهش معنی‌دار عملکرد دانه گندم می‌شود. این کاهش به ترتیب اهمیت بیشتر به دلیل کاهش سرعت فتوسنتز، انتقال مجدد، تسریع پیری برگ، آسیب اکسیداتیو به دستگاه فتوسنتزی و کاهش ظرفیت مقصد می‌باشد (Farooq et al. 2014). با توجه به نتایج تحقیقات مختلف، کاهش سرعت فتوسنتز بر اثر کاهش هدایت روزنه‌ای (Farooq et al., 2014) اختلال در فعالیت فتوسیستمII (PSII) (Ni et al., 2015) از بارزترین واکنش‌های گیاهان نسبت به عوامل تنش‌زا ازجمله تنش خشکی می‌باشد. با توجه به مطالب گفته‌شده، جهت دستیابی به عملکردهای بالا در گیاهان زراعی ازجمله گندم بایستی درک عمیق‌تری از نحوه پاسخ‌های گیاه نسبت به محیط مخصوصاً واکنش‌های فتوسنتزی و انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها از ساقه به دانه‌های در حال رشد ایجاد شود. بنابراین این پژوهش در همین راستا و به‌منظور بررسی اثر تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی بر تبادلات گازی، انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها و عملکرد دانه ارقام مناطق معتدله غرب ایران با تیپ رشدهای متفاوت صورت گرفته است.

مواد و روش‌ها

این پژوهش در سال زراعی ۹۵-۱۳۹۴در مزرعه تحقیقاتی

دانشگاه رازی کرمانشاه با مختصات ۱۳۱۹ متر ارتفاع از سطح دریا و ۴۷ درجه و ۹ دقیقه طول جغرافیایی و ۳۴ درجه و ۲۱ دقیقه عرض جغرافیایی با اقلیم معتدل سرد انجام شد. منحنی آمبروترمیک دما و بارندگی استان کرمانشاه در سال زراعی ۹۵-۱۳۹۴ در شکل ۱ آمده است. در این بررسی چهار رقم گندم نان شامل دو رقم گندم با تیپ رشد بهاره (سیوند و سیروان) و دو رقم گندم با تیپ رشد بینابین (پیشگام و اروم) مورد بررسی قرار گرفتند. بذر ارقام مورد بررسی از مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی کرمانشاه تهیه شدند. دلیل انتخاب این ارقام این بود که بیشترین سطح زیر کشت و بیشترین عملکرد دانه را نسبت به سایر ارقام موجود در مناطق معتدله غرب داشتند و جزء ارقام جدید به حساب می‌آیند. علی‌رغم وجود تعدادی محدود مطالعه در مورد این ارقام، در ارتباط با ظرفیت فتوسنتزی و واکنش سیستم فتوسنتزی آن‌ها نسبت به شرایط تنش کم‌آبی پس از گلدهی و ظرفیت انتقال مجدد آنها اطلاعات اندکی در دسترس است. به‌همین منظور آزمایش حاضر به صورت کرت‌های خرد شده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شد. بر این اساس رقم‌ها در کرت‌های فرعی و سطوح رطوبتی شامل: بدون تنش و تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی با قطع آبیاری از زمان گلدهی تا زمان رسیدگی در کرت‌های اصلی قرار گرفتند. مبنای تعیین زمان گلدهی، گرده‌افشانی۵۰ درصد سنبله‌ها در هر رقم بود (اهدایی و همکاران، ۲۰۰۶). تا پایان آزمایش با نصب محافظ بارندگی از نفوذ باران‌های احتمالی در کرت‌های تحت تنش ممانعت گردید. کرت‌های بدون تنش تا زمان رسیدگی به صورت منظم مورد آبیاری قرار گرفتند. به‌منظور جلوگیری از آلودگی به سیاهک، بذرها قبل از کاشت با قارچکش تبوکونازول به نسبت دو در هزار ضد عفونی شدند. کاشت در ۲۹ مهر ۱۳۹۵ انجام شد. بافت خاک مورد نظر لومی-رسی بود. هر کرت شامل ۱۲ خط کشت شش متری با فاصله خطوط ۲۰ سانتیمتر و تراکم ۴۰۰ بذر در مترمربع بود. در زمان کاشت بر اساس نتایج آزمایش خاک، از کودهای اوره و سوپرفسفات تریپل به ترتیب به میزان ۱۵۰ و ۵۰ کیلوگرم در هکتار استفاده شد (Mahallati & Koocheki, 2017). همچنین کنترل علف‌های هرز پهن برگ در اوایل بهار با استفاده از علف‌کش توفوردی انجام گرفت. با لحاظ نمودن اثر حاشیه‌ای، شش خط از هر کرت به برآورد عملکرد و اجزا آن اختصاص یافت و شش خط دیگر همان کرت برای اندازه‌گیری‌های تخریبی در نظر گرفته شد. در شاخص زادوکس Z70 (۷ روز پس از گرده‌افشانی) و Z80 (۲۱ روز پس از گرده‌افشانی) با بروز علائم تنش کم‌آبی صفات فیزیولوژیک به صورت زیر مورد اندازه‌گیری قرار گرفتند:

تبادلات گازی برگ‌ها شامل سرعت فتوسنتز در واحد سطح برگ، هدایت روزنه‌ای، سرعت تعرق، غلظت دی‌اکسیدکربن اتاقک روزنه و دمای سطح برگ با استفاده از دستگاه فتوسنتزمتر (Prtable LCi، ساخت شرکت Bio scientific Ltd کشور انگلستان). اندازه‌گیری در هر دو مرحله از ساعت ۱۰ الی ۱۲ صبح و در شدت نور ۱۴۰۰-۱۲۰۰ میکرومول فوتون بر مترمربع بر ثانیه- در روز آفتابی- انجام شد. جهت اندازه‌گیری کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II در هر دو مرحله مذکور، از دستگاه استرس‌سنج قابل حمل[1] استفاده شد. این اندازه-گیری در هر کرت با قرار دادن گیره مخصوص به مدت ۱۵ دقیقه روی برگ پرچم سه بوته مختلف جهت خوگیری به تاریکی و خالی شدن فتوسیستم‌ها، مخصوصاً فتوسیستم II از پالس‌های نوری صورت گرفت. در ادامه تابش پالس نوری توسط دستگاه استرس‌سنج و اندازه‌گیری فلورسانس کلروفیل انجام شد.

به‌منظور تعیین انتقال مجدد ماده خشک از روش وزنی استفاده شد. برای این منظور از مرحله گرده‌افشانی تا رسیدگی فیزیولوژیک به فواصل زمانی هفت روز یک بار تعداد ۱۰ ساقه اصلی از هرکرت آزمایشی به صورت تصادفی برداشت شدند و در آون به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد خشک شدند. سپس براساس تغییرات وزنی (معادلات ۱، ۲ و ۳) این میزان محاسبه گردید (Ehdaie et al., 2006).

وزن خشک ساقه در مرحله رسیدگی - حداکثر وزن ساقه بعد از گرده‌افشانی= مقدار انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای از ساقه به دانه معادله (۱)

حداکثر وزن ساقه بعد از گرده‌افشانی / مقدار انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای از ساقه به دانه = کارایی ساقه در انتقال مجدد به دانه (درصد) معادله (۲)

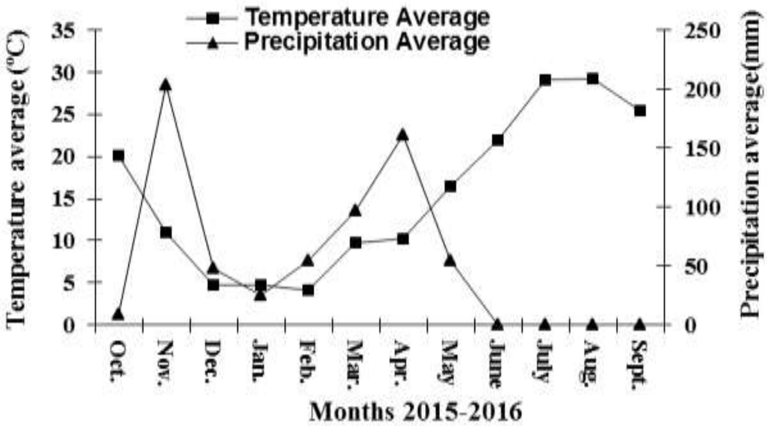
عملکرد دانه / مقدار انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای از ساقه به دانه = سهم نسبی ذخایره ساقه در عملکرد دانه (درصد) معادله (۳)

در زمان رسیدگی (هفته اول تیرماه)، برای اندازه‌گیری عملکرد دانه و اجزاء آن اقدام به برداشت بوته‌های یک مترمربع از هر کرت

1 –PSM; Hansanthech, UK

گردید. پس از شمارش تعداد سنبله‌ها در نمونه برداشت شده، ده سنبله به‌طور تصادفی انتخاب شد. در ادامه تعداد دانه در هریک از این سنبله‌ها به‌منظور اندازه‌گیری تعداد دانه در سنبله بررسی شد. سپس با توزین کل نمونه برداشت شده در سطح یک مترمربع، عملکرد زیست‌توده و بعد از بوجاری، عملکرد دانه محاسبه شد. وزن هزار دانه هر رقم با شمارش پنج نمونه ۱۰۰ تایی و میانگین‌گیری آن‌ها محاسبه گردید.

پردازش داده‌ها با استفاده از برنامه Excel و نرمال بودن داده‌ها و تجزیه آماری آن‌ها با استفاده از نرم‌افزار SAS و ضرایب همبستگی با استفاده از نرم‌افزار SPSS ۲۱ انجام شد. مقایسه میانگین نیز با استفاده از آزمون دانکن در سطح احتمال پنج درصد صورت گرفت.



شکل ۱- منحنی آمبروترمیک دما و بارندگی شهرستان کرمانشاه در سال زراعی ۹۵-۱۳۹٤
Fig. 1- Ombrothermic diagram of Kermanshah city in 2015-2016 crop year

نتایج و بحث

پس از انجام تجزیه واریانس داده‌ها بر اساس مفروضات جدول تجزیه واریانس، در صورت معنی‌دار بودن اثرات متقابل از بحث بر روی اثرات ساده خودداری شد. بر اساس نتایج مقایسه میانگین اثر متقابل رقم در رژیم رطوبتی بر عملکرد دانه، در شرایط شاهد و تنش کم‌آبی به ترتیب رقم سیوند و اروم با ۸۴۳۵ و ۵۷۲۴ کیلوگرم در هکتار بیشترین عملکرد دانه را دارا بودند. اعمال تنش کم‌آبی پس از گلدهی به‌طور متوسط موجب کاهش ۳۶، ۲۸، ۲۴ و ۲۶ درصدی عملکرد دانه به ترتیب در ارقام سیوند، سیروان، پیشگام و اروم گردید (جدول ۱). بر این اساس بیشترین و کمترین کاهش عملکرد دانه تحت تأثیر تنش کم‌آبی مربوط به ارقام سیوند و پیشگام بود. کاهش عملکرد دانه در این شرایط می‌تواند به علت کاهش مواد فتوسنتزی مورد نیاز جهت رشد دانه از طریق کاهش سرعت و دوره انجام فتوسنتز و کاهش انتقال مجدد، کاهش اندازه مقصد، کاهش فعالیت مقصد و یا کاهش دوره پر شدن دانه باشد (Karmollachaab et al., 2017; Saeidi et Akbari et al., 2017; Ehdaie et al., 2008; al., 2012). در همین ارتباط لی و همکاران (Li et al., 2016) در بررسی واکنش دو رقم مقاوم و حساس به تنش خشکی پس از گلدهی گزارش نمودند که تنش خشکی به ترتیب موجب ۱۹ و ۲۷ درصد کاهش در عملکرد دانه این دو رقم شده است. اسکندری و کاظمی (Eskandari & Kazemi, 2010)، عبدلی و همکاران (Abdoli et al., 2013) و رینولدز و همکاران (Reynolds et al., 2010) نیز گزارش کردند که تحت خشکی ملایم بعد از گرده‌افشانی عملکرد دانه ارقام مختلف گندم نان را از ۱ تا ۳۰ درصد کاهش داده است. در حالی‌که فاروغ و همکاران (Farooq et al., 2014) گزارش نمودند که وقوع تنش خشکی ملایم در طول دوره گرده‌افشانی و بعد از آن (پر شدن دانه) عملکرد دانه را از ۵۸ تا ۹۵ درصد کاهش می‌دهد. بر اساس میزان کاهش عملکرد دانه ارقام در شرایط تنش کم‌آبی نسبت به شرایط شاهد، رقم‌های پیشگام و سیوند به ترتیب کمترین و بیشترین حساسیت به تنش خشکی پس از گلدهی را در این بررسی دارا بودند. علی‌رغم وجود تفاوت معنی‌دار بین عملکرد دانه ارقام مورد بررسی در شرایط شاهد، در شرایط تنش کم‌آبی اختلاف

معنی‌داری بین آنها نبود. بنابراین کشت رقم سیوند به صورت پاییزه در مناطق مشابه انجام این طرح، براساس این نتایج مناسب‌تر از سایر ارقام مورد بررسی است.

رقم سیوند با بیشترین عملکرد دانه در شرایط شاهد رطوبتی (جدول ۱)، همچنین بیشترین تعداد سنبله در مترمربع و تعداد دانه در سنبله را نیز دارا بود. به نظر می‌رسد که در گندم تعداد دانه در سنبله بالا، بیشتر از وزن هزار دانه و تعداد سنبله در واحد سطح موجب افزایش عملکرد دانه می‌شود. این مسأله می‌تواند از طریق تعداد زیادی سنبله کوچک یا تعداد کمتری سنبله بزرگتر به دست آید (Slafer et al., 2014). تعداد دانه در سنبله و تعداد سنبله در مترمربع و وزن هزار دانه تحت تأثیر تنش کم‌آبی در ارقام مورد مطالعه کاهش یافت. بیشترین کاهش به‌طور متوسط در تعداد سنبله زایا در مترمربع دیده شد. احتمالاً پرنشدن تعدادی از دانه‌ها و یا کوچک ماندن آن‌ها در اثر محدودیت مواد فتوسنتزی و در نتیجه ثبت نشدن آن‌ها در زمان شمارش دانه‌ها، علت کاهش معنی‌دار تعداد دانه در سنبله هر رقم بود. همچنین کاهش تعداد سنبله زایا در مترمربع می‌تواند به دلیل این واقعیت باشد که سنبله اصلی در هر بوته نسبت به پنجه‌ها در اختصاص مواد فتوسنتزی غالبیت داشته و کمبود مواد فتوسنتزی در اثر تنش کم‌آبی پس از گلدهی بیشترین اثر را در پرنشدن دانه‌های واقع در پنجه‌ها و پوک شدن آنها و لحاظ نشدن آنها در شمارش در این تحقیق شده است. نتایج بررسی‌ها نشان داد که تحت شرایط تنش کم‌آبی پس از گلدهی در رقم سیوند، کاهش شدید تعداد دانه در سنبله (۱۲ درصد)، تعداد سنبله زایا در مترمربع (۲۸ درصد کاهش) و وزن هزار دانه (۱۷ درصد کاهش) بیشترین دلیل کاهش شدید عملکرد دانه بودند و در رقم پیشگام کمترین کاهش در تعداد سنبله زایا در مترمربع (۳/۷ درصد کاهش) و تعداد دانه در سنبله (۳/۶ درصد کاهش) موجب حداقل کاهش عملکرد دانه رقم مذکور شده است. گیونتا و همکاران (Giunta et al., 1993) نیز در بررسی اثر اعمال تنش کم‌آبی بر ارقام مختلف گندم، نتیجه‌گیری نمودند که تعداد سنبله زایا در واحد سطح و تعداد دانه در سنبله اجزاء عملکردی هستند که نسبت به تنش خشکی بیشترین حساسیت را دارند.

رقم سیوند با بیشترین کاهش عملکرد دانه در شرایط تنش کم-آبی، همچنین بیشترین کاهش وزن هزار دانه را نیز به خود اختصاص داد (جدول ۱). کاهش وزن هزار دانه ارقام مورد بررسی در پاسخ به تنش کم‌آبی نشانه روشنی از عدم تأمین کافی مواد فتوسنتزی است. واکنش مشابه به تنش کم‌آبی در مطالعات متعدد دیگر نیز ارائه شده است. به‌طور مثال محمدی و همکاران (Mohammadi et al., 2013) و سعیدی و همکاران (Saeidi et al., 2012) به ترتیب به تأثیر معنی‌دار تنش کم‌آبی بر وزن هزار دانه رقم‌های مختلف گندم و جو اشاره نموده‌اند. واکنش متفاوت وزن هزار دانه ارقام مورد بررسی در این تحقیق به تنش کم‌آبی می‌تواند نشان دهندهٔ حساسیت یا تحمل متفاوت آن‌ها به شرایط تنش کم‌آبی باشد. نگارندگان معتقدند که وزن هزار دانه بیشتر می‌تواند ناشی از قدرت بالای منبع در تأمین فتواسیمیلات، قدرت بیشتر مقصد در جذب مواد فتوسنتزی و یا هر دو این عوامل به‌طور همزمان باشد. گزارش‌های قبلی نیز مؤید همین نکته است (Bihmidine et al., 2013).

در شرایط شاهد رطوبتی رقم سیوند با بالاترین عملکرد دانه همچنین بالاترین میزان عملکرد زیست‌توده (۲۱/۲ تن در هکتار) را داشت و بین ارقام از نظر شاخص برداشت در این شرایط تفاوت معنی‌دار نبود (جدول ۱). تنش کم‌آبی موجب کاهش معنی‌دار عملکرد زیست‌توده و شاخص برداشت شد. بیشترین و کمترین مقدار کاهش عملکرد زیست‌توده در شرایط تنش کم‌آبی به ترتیب مربوط به رقم-های سیوند با ۲۶ درصد کاهش و رقم پیشگام با ۱۳درصد کاهش بود. بیشترین درصد کاهش شاخص برداشت در شرایط تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی مربوط به رقم سیوند (۱۴/۶درصد) و کمترین میزان آن مربوط به رقم اروم (۰/۲۴ درصد) بود (جدول ۱). کاهش معنی‌دار شاخص برداشت در تیمار تنش کم‌آبی نشان‌دهنده حساسیت بیشتر رشد زایشی نسبت به شرایط نامطلوب در مقایسه با رشد رویشی می-باشد. جمال و همکاران (Jamal et al., 2001) دلیل آن را کاهش اختصاص مواد پرورده به دانه‌های در حال رشد می‌دانند. در همین ارتباط زو و همکاران (Zhou et al., 2007) نتیجه گیری نمودند که جهت بهبود صفت شاخص برداشت ارقام مختلف گندم تحت تأثیر تنش خشکی آخر فصل، اصلاح در جهت کاهش ارتفاع بوته و افزایش وزن هزار دانه ضروری می‌باشد.

مقایسه میانگین‌های اثر متقابل رقم رژیم رطوبتی بر سرعت فتوسنتز برگ پرچم نشان داد (جدول‌های ۲ و ۳ و شکل ۲)، هفت روز بعد از گرده‌افشانی (اوایل مرحله رشد دانه یا مرحله تقسیم سلولی) دامنه سرعت فتوسنتز در شرایط شاهد رطوبتی از ۲۰/۶ تا ۲۴/۴ و در شرایط تنش کم‌آبی از ۱۶/۷ تا ۲۳/۶ میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع در ثانیه متغیر بود.

جدول ۱- مقایسه میانگین اثر متقابل رژیم رطوبتی و رقم بر عملکرد دانه و اجزای آن در ارقام گندم نان مناطق معتدله تحت تیمار تنش کم‌آبی پس از گلدهی

Table 1- Mean comparison of the effects of irrigation regime and cultivar on grain yield and its components of temperate bread wheat cultivars under post-anthesis water deficiency

رژیم رطوبتی Irrigation regimes	رقم Cultivar	عملکرد دانه Grain Yield (Kg. ha^{-1})	درصد کاهش نسبت به شرایط شاهد Reduction percentage compare to control	تعداد سنبله در مترمربع Number of Spike per m^{-2}	کاهش نسبت به شرایط شاهد Reduction percentage compare to control	تعداد دانه در سنبله Grains per spike	درصد کاهش نسبت به شرایط شاهد Reduction percentage compare to control	وزن هزار دانه 1000-grain weight (g)	درصد کاهش نسبت به شرایط شاهد Reduction percentage compare to control	عملکرد زیست-توده Biomass (Kg.ha^{-1})	درصد کاهش نسبت به شرایط شاهد Reduction percentage compare to control	شاخص برداشت Harvest Index	درصد کاهش نسبت به شرایط شاهد Reduction percentage compare to control
شاهد Control	سیوند Sivand	8435^{a}*	-	816^{a}	-	52.7^{a}	-	32.3^{c}	-	2120^{a}	-	39.7^{ab}	-
	سیروان Sirvan	7504^{b}	-	813^{a}	-	36.6^{d}	-	39.7^{a}	-	1940^{b}	-	38.6^{ab}	-
	پیشگام Pishgam	6919^{c}	-	590^{bc}	-	46.3^{b}	-	36.5^{bcd}	-	1780^{b}	-	38.7^{ab}	-
	اروم Orum	7763^{b}	-	764^{a}	-	44.8^{b}	-	37.4^{bc}	-	1930^{b}	-	40.1^{a}	-
تنش کم‌آبی Water deficiency	سیوند Sivand	5350^{d}	-36	585^{c}	-28	46.4^{b}	-12	26.8^{f}	-17	1560^{c}	-26	33.9^{c}	-14.6
	سیروان Sirvan	5370^{d}	-28	647^{b}	-20	34.2^{d}	-7	38.5^{ab}	-3.0	1520^{c}	-21	35.3^{bc}	8.54-
	پیشگام Pishgam	5255^{d}	-24	568^{c}	-3.7	44.6^{b}	-3.6	34.5^{d}	-5.4	1550^{c}	-13	33.8^{c}	12.6-
	اروم Orum	5724^{d}	-26	648^{b}	-15	40.9^{c}	-9	35.6^{cd}	-4.8	1430^{c}	-26	40.0^{a}	0.24-

*در هر ستون میانگین‌هایی که دارای حروف مشابه هستند، بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال پنج درصد تفاوت معنی‌داری ندارند

*Within columns and for each component, means followed by the same letters based on Duncan's Multiple Range Test are not significantly different ($P < 0.05$)

جدول ۲- مقایسه میانگین اثر رژیم رطوبتی و رقم بر برخی پارامترهای مرتبط با تبادلات گازی در ۷ و ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی در شرایط اعمال تنش کم‌آبی پس از گلدهی در ارقام گندم نان مناطق معتدله

Table 2- Mean comparisons of the effect of irrigation regimes and cultivar on some parameters related to gas exchange at 7 and 21 days post-anthesis in temperate bread wheat cultivars under post-anthesis water deficiency

تیمارهای آزمایش Treatments	۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی 21 days post anthesis		۷ روز بعد از گرده‌افشانی 7 days post anthesis				
	غلظت CO_2 اتاقک روزنه‌ای Sub-stomatal CO_2(mmol)	دمای برگ Leaf Temperature (ºC)	هدایت روزنه‌ای Stomatal Conductivity (mol m^{-2} s^{-1})	سرعت تعرق Transpiration Rate (mmolm^{-2}s^{-1})	غلظت CO_2 اتاقک روزنه‌ای Sub-stomatal CO_2(mmol)	دمای برگ Leaf temperature (ºC)	حداکثر کارایی فتوشیمیایی II Fv/FM
رژیم رطوبتی Irrigation regimes							
شاهد Control	263 a*	34 b	0.525 a	10.7 a	267a	29.9 b	0.755 a
تنش Stress	230 b	36.4 a	0.385 b	9.2 b	239a	35.5 a	0.752 a
درصد تغییرات Change percentage	-12.5	+7.05	-26.6	-14	-10.4	+18.7	–0.003
ارقام Cultivars							
سیوند Sivand	247 a	35.6 a	0.565 a	11.6 a	253a	32.3 b	0.788 a
سیروان Sirvan	246 a	33.7 b	0.396 c	9.84 b	254a	33.5 a	0.778 a
پیشگام Pishgam	256 a	35.2 a	0.506 b	9.43 b	259a	32.5 ab	0.765 a
اروم Orum	238 a	36.2 a	0.353 c	9.04 b	246a	32.9 ab	0.685 b

*در هر ستون و برای هر جزء میانگین‌هایی که دارای حروف مشابه هستند، بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال پنج درصد تفاوت معنی‌داری ندارند.

*Within columns and for each component,, means followed by the same letters based on Duncan's Multiple Range Test are not significantly different ($P < 0.05$).

درصد تغییرات: – و + به ترتیب کاهش و افزایش نسبت به شرایط شاهد

Change percentage compared to the control condition: + and -, increase and decrease compare to control condition, respectively.

هفت روز بعد از گرده‌افشانی در شرایط شاهد رطوبتی رقم‌های سیوند و اروم با سرعت تثبیت ۲۴/۴ و ۲۰/۶ میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع در ثانیه به ترتیب بالاترین و پایین‌ترین میزان سرعت فتوسنتز را دارا بودند. تنش کم‌آبی موجب کاهش معنی‌دار سرعت فتوسنتز در ارقام مورد بررسی شد. در این شرایط رقم سیوند کمترین و اروم بیشترین کاهش سرعت فتوسنتز را به ترتیب با ۳/۳ و ۲۰/۱ درصد نشان دادند (شکل ۱). کاهش سرعت فتوسنتز در شرایط تنش کم‌آبی می‌تواند ناشی از اثرات روزنه‌ای یا غیرروزنه‌ای باشد. عموماً پذیرفته شده است که محدودیت‌های روزنه‌ای عامل اصلی تعیین کننده کاهش سرعت فتوسنتز در شرایط تنش خشکی است. کاهش سرعت فتوسنتز در اثر تنش خشکی در نتیجه بسته شدن روزنه‌ها و یا در نتیجه خسارت به دستگاه فتوسنتزی است که بستگی به شدت تنش خشکی و مدت زمان اعمال آن دارد (Chaves et al., 2009).

رقم سیوند و اروم به ترتیب با بالاترین و پایین‌ترین سرعت فتوسنتز، همچنین بالاترین و پایین‌ترین مقدار هدایت روزنه‌ای را نیز داشتند. تنش کم‌آبی به‌طور معنی‌داری هدایت روزنه‌ای را هفت روز بعد از گرده‌افشانی کاهش (۲۶/۶ درصد) داد (جدول ۲). ارقام مورد

بررسی از نظر میزان هدایت روزنه‌ای با هم تفاوت معنی‌دار نداشتند. احتمالاً به دلیل کاهش رطوبت خاک و به طبع آن کاهش محتوای آب بافت‌های گیاه، هدایت روزنه‌ای و در نتیجه ورود دی‌اکسید کربن به داخل برگ کاهش می‌یابد. در همین ارتباط سرادادی و همکاران در آزمایش بر روی چهار رقم گندم موافق با یافته‌های این تحقیق نتیجه‌گیری کردند که در شرایط تنش خشکی عامل اصلی کاهش سرعت فتوسنتز کاهش هدایت روزنه‌ای می‌باشد (Saradadevi et al., 2014).

بالاترین سرعت تعرق در تاریخ هفت روز بعد از گرده‌افشانی به رقم سیوند (۱۱/۶ میلی‌مول آب بر مترمربع در ثانیه) اختصاص داشت. سرعت تعرق بیشتر در این رقم همچنین با دمای برگ پایین‌تر (۳۲/۳ درجه سانتی‌گراد) و بیشترین هدایت روزنه‌ای (۰/۵۶۵ میلی‌مول آب بر مترمربع بر ثانیه) همراه بود (جدول ۲). وقوع تنش کم‌آبی در این مرحله نموی سرعت تعرق را به‌طور معنی‌داری کاهش داد (۱۴ درصد). کاهش ۱۴ درصدی سرعت تعرق در شرایط تنش کم‌آبی در این شرایط، با افزایش ۱۸/۷ درصدی دمای برگ، کاهش ۲۶/۶ درصدی هدایت روزنه‌ای، کاهش ۱۰/۴ درصدی غلظت CO_2 اتاقک روزنه و در نهایت کاهش ۱۱ درصدی سرعت فتوسنتز همراه بود. مطالعات نشان داده‌اند که بیش از ۹۵ درصد آبی که از طریق ریشه وارد گیاه می‌شود از طریق تعرق روزنه‌ای و جهت خنک شدن برگ‌ها و انجام فعالیت‌های بیوشیمیایی برگ در بهترین شرایط دمایی، از برگ خارج می‌شود (Jianwu et al., 2006). در شرایط تنش خشکی، بستن روزنه‌ها توسط گیاه جهت جلوگیری از هدر رفت آب موجب کاهش همزمان سرعت فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و در نتیجه سرعت تعرق می‌شود (Koc et al., 2003). اگرچه کاهش هدر رفت آب در نتیجه کاهش سرعت تعرق در این شرایط موجب مقاومت بیشتر گیاه به تنش کم‌آبی می‌شود، اما در این شرایط با کاهش سرعت تعرق بار حرارتی برگ‌ها افزایش یافته (Heidari et al., 2015) و در نتیجه آن بسیاری از فعالیت‌های آنزیمی درون برگ ازجمله سرعت فتوسنتز دستخوش تغییر می‌شوند. افزایش دمای برگ تحت تأثیر تنش کم‌آبی در گیاهان دیگر نیز مورد تأیید قرار گرفته است (Erdem et al., 2006; Wanjura et al., 2004). رقم سیوند با بالاترین سرعت فتوسنتز، تعرق و هدایت روزنه‌ای کمترین دمای برگ را دارا بود. این رقم همچنین بالاترین عملکرد دانه را نیز دارا بود (جدول ۲). یافته‌های تحقیقاتی در این ارتباط نشان می‌دهند که، ژنوتیپ‌هایی که در طی پر شدن دانه تعرق بالاتری دارند در اختصاص ماده خشک به دانه موفق‌تر هستند و در نتیجه عملکرد دانه بالاتری نیز دارند (Riaz & Chowdhry, 2003).

هفت روز بعد از گرده‌افشانی، تنش کم‌آبی اثر معنی‌داری بر حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II نداشت (جدول ۲). احتمالاً به این دلیل که برگ‌های بالایی بوته‌ها در این تاریخ تقریباً در حالت بلوغ کامل بوده و هنوز واکنش‌های پیری در آنها رخ نداده است، بیشترین مقاومت را به تنش‌های محیطی دارند و بنابراین کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II در آنها به‌طور معنی‌داری تحت تأثیر قرار نگرفته است (Shangguan et al., 2000). در بین ارقام موردبررسی رقم سیوند با دارا بودن بیشترین سرعت فتوسنتز و پایین‌ترین دمای برگ همچنین بالاترین کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II را دارا بود و رقم اروم با پایین‌ترین سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای، پایین‌ترین کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II را داشت.

۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی رقم سیوند و پیشگام دارای بالاترین میزان کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II بودند (جدول ۳) و از این نظر با دیگر ارقام اختلاف معنی‌داری داشتند. نتایج مقایسه میانگین‌ها نشان دادند که تنش کم‌آبی موجب کاهش معنی‌دار حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II در ارقام مورد بررسی شد. در شرایط تنش کم‌آبی بیشترین و کمترین مقدار کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II به ترتیب مربوط به ارقام سیوند و اروم بود.

کاهش کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II در شرایط تنش کم‌آبی نشاندهنده این است که گیاه نتوانسته تشعشع خورشید دریافتی را دفع نماید و این شرایط احتمالاً سبب آسیب به ساختمان کلروفیل شده و در نتیجه سبب کاهش توانایی گیاه در استفاده از انرژی نورانی خورشید جهت تولید ماده خشک شده و باعث افزایش فلورسانس کلروفیل یا کاهش کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II گردیده است. به‌عبارتی در تنش کم‌آبی شدید با تخریب اندام‌های فتوسنتزی، چرخه فتوسنتز مختل و تولید ماده خشک به حداقل مقدار خود می‌رسد که نتیجه آن کاهش عملکرد گیاه می‌باشد. کاهش یا عدم کاهش معنی‌دار حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II در شرایط تنش کم‌آبی در گندم براساس گزارش نیاری‌خمسی و همکاران (Niari-Khamssi et al., 2010) به شدت تنش و مدت اعمال آن وابسته می‌باشد.

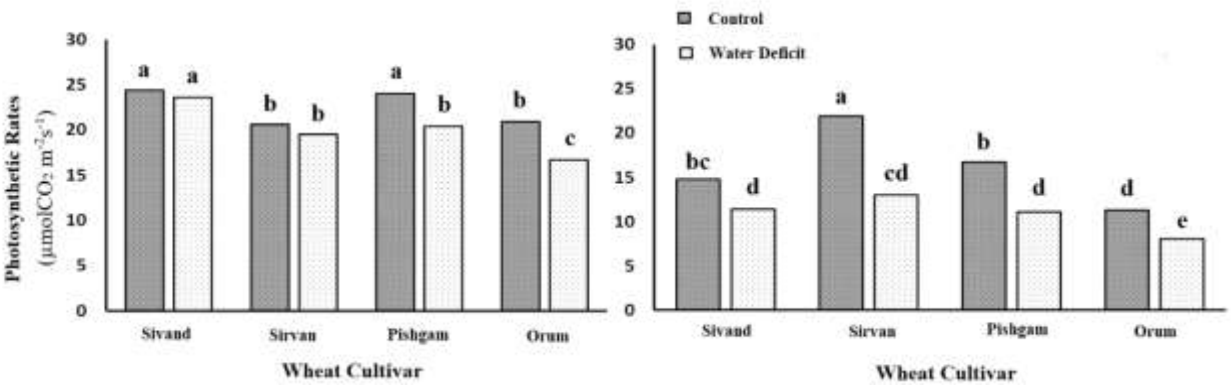
جدول ۳- مقایسه میانگین اثرات متقابل رژیم رطوبتی با رقم بر برخی پارامترهای تبادلات گازی در ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی در شرایط اعمال تنش کم‌آبی پس از گلدهی در ارقام گندم نان مناطق معتدل

Table 3- Mean comparisons of the effect of interaction between irrigation regime and cultivar on some parameters related to gas exchange at 21 days post-anthesis in temperate bread wheat cultivars under post-anthesis Water deficiency

رژیم رطوبتی Irrigation regimes	ارقام Cultivars	حداکثر کارایی فتوشیمیایی II Fv/Fm	هدایت روزنه‌ای Stomatal Conductivity ($mol.m^{-2}.s^{-1}$)	سرعت تعرق Transpiration rate ($mmolm^{-2}s^{-1}$)
شاهد Control	سیوند Sivand	0.803 [a]*	0.403 [b]	10.6 [b]
	سیروان Sirvan	0.750 [c]	0.546 [a]	12.9 [a]
	پیشگام Pishgam	0.816 [a]	0.343 [b]	10.9 [b]
	اروم Orum	0.770 [b]	0.183 [c]	7.31 [c]
تنش کم‌آبی Water deficiency	سیوند Sivand	0.773 [b]	0.126 [c]	6.28 [cd]
	سیروان Sirvan	0.756 [bc]	0.156 [c]	6.28 [cd]
	پیشگام Pishgam	0.726 [d]	0.143 [c]	5.84 [cd]
	اروم Orum	0.703 [e]	0.093 [c]	4.31 [d]

*در هر ستون و برای هر جزء، میانگین‌هایی که دارای حروف مشابه هستند، بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال پنج درصد تفاوت معنی‌داری ندارند.

*Within columns and for each component, means followed by the same letters based on Duncan's Multiple Range Test are not significantly different ($P < 0.05$).



شکل ۲- اثر تنش کم‌آبی پس از گلدهی بر سرعت فتوسنتز برگ پرچم در زمان ۷ (ابتدای رشد دانه: سمت چپ) و ۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی (اواسط پر شدن دانه: سمت راست) در شرایط اعمال تنش کم‌آبی پس از گلدهی در ارقام گندم نان مناطق معتدله

در هر ستون میانگین‌هایی که دارای حروف مشابه هستند، بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال پنج درصد تفاوت معنی‌داری ندارند.

Fig. 2- The effect of post–anthesis water deficiency on photosynthesis rate of flag leaf at 7 (the beginning of grain growth: left) and 21 days post-anthesis (mean of grain filling: right) in temperate wheat cultivars under post-anthesis Water deficiency

Means followed by the same letters based on Duncan's Multiple Range Test are not significantly different ($P \leq 0.05$).

موافق یافته‌های این تحقیق یویونگوچ و همکاران (Yooyongwech et al., 2012) در گیاه برنج تحت تنش خشکی گزارش نمودند که حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II و سرعت فتوسنتز خالص به‌طور معنی‌داری کاهش پیدا کردند.

۲۱ روز بعد از گرده‌افشانی بیشترین و کمترین سرعت فتوسنتز به ترتیب مربوط به رقم‌های سیروان و اروم با ۱۷/۴ و ۹/۷۰ میکرومول

دی‌اکسید کربن تثبیت شده بر مترمربع در ثانیه بود (شکل ۲). پیری برگ‌ها در این مرحله از رشد موجب کاهش معنی‌دار متوسط سرعت فتوسنتز برگ‌ها نسبت به زمان ۷ روز بعد از گرده‌افشانی شد. رقم سیروان با بالاترین سرعت فتوسنتز (۲۱/۹ میکرومول دی‌اکسید کربن تثبیت شده بر مترمربع در ثانیه) همچنین بالاترین سرعت تعرق (۱۲/۹ میلی‌مول آب بر مترمربع بر ثانیه)، هدایت روزنه‌ای (۰/۵۴۶ میلی‌مول آب بر مترمربع بر ثانیه) و کمترین دمای برگ (۳۳/۷ درجه سانتی‌گراد) را نسبت به دیگر ارقام موردبررسی داشت و رقم اروم با حداقل سرعت فتوسنتز (۱۱/۳ میکرومول دی‌اکسید کربن تثبیت شده بر مترمربع در ثانیه) همچنین کمترین سرعت تعرق (۷/۳۱ میلی‌مول آب بر مترمربع بر ثانیه)، هدایت روزنه‌ای (۰/۱۸۳ میلی‌مول آب بر مترمربع بر ثانیه) و بیشترین دمای برگ (۳۵/۶ درجه‌سانتی‌گراد) را دارا بود (جدول ۲ و ۳). تنش کم‌آبی موجب کاهش معنی‌دار سرعت فتوسنتز (۳۳ درصد) شد. بیشترین کاهش سرعت فتوسنتز در شرایط تنش کم‌آبی نسبت به شرایط شاهد در رقم سیروان (۴۱ درصد) دیده شد. در شرایط تنش کم‌آبی بیشترین و کمترین سرعت فتوسنتز به ترتیب مربوط به رقم‌های سیروان (۱۳ میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع در ثانیه) و اروم (۸/۱ میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع در ثانیه) بود (شکل ۲). وقوع تنش کم‌آبی در این شرایط موجب افزایش معنی‌دار دمای برگ و کاهش هدایت روزنه‌ای، سرعت تعرق و غلظت CO_2 اتاقک روزنه شد (جدول‌های ۲ و ۳). به نظر می‌رسد که با کاهش هدایت روزنه‌ای (یا بسته‌تر شدن دهانه روزنه) سرعت خروج آب از برگ یا تعرق کاهش یافته و در نتیجه دمای برگ افزایش می‌یابد و همچنین در اثر کاهش سرعت ورود CO_2 به اتاقک روزنه در اثر کاهش هدایت روزنه‌ای سرعت فتوسنتز نیز به‌طور معنی‌دار کاهش می‌یابد. در همین ارتباط محمد طاهری و همکاران (Mohammadtaheri et al., 2010) بیان کردند که در اثر کاهش محتوی رطوبتی خاک ابتدا روزنه‌ها بسته می‌شوند و در نتیجه کاهش ورود CO_2 به اتاقک روزنه برگ‌ها، سرعت فتوسنتز کاهش می‌یابد.

در شرایط شاهد رطوبتی رقم پیشگام بالاترین مقدار انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای از ساقه به دانه‌های در حال رشد را داشت (۴۰۴ میلی‌گرم در هر ساقه) و بین ارقام دیگر از این نظر تفاوت معنی‌داری دیده نشد. اعمال تنش کم‌آبی موجب کاهش معنی‌دار انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای از ساقه‌ها به دانه‌های در حال رشد ارقام مورد بررسی به غیر از رقم پیشگام شد. در شرایط تنش کم‌آبی، رقم پیشگام بالاترین مقدار انتقال مجدد از ساقه و کمترین مقدار کاهش عملکرد دانه را در مقایسه با دیگر ارقام مورد بررسی داشت. در شرایط تنش کم‌آبی رقم سیوند کمترین مقدار انتقال مجدد و بیشترین افت عملکرد دانه را به خود اختصاص داد. بنابراین در مورد رقم سیوند در شرایط تنش کم‌آبی، کاهش معنی‌دار سرعت فتوسنتز (شکل ۲) و کاهش معنی‌دار انتقال مجدد از ساقه به دانه‌های در حال رشد (جدول ۴)، افت شدید عملکرد دانه این رقم را نیز توجیه نمود (جدول ۱). بنابراین نقطه ضعف رقم سیوند در شرایط تنش رطوبتی جهت تولید عملکرد دانه بالا، کاهش معنی‌دار و همزمان سرعت فتوسنتز و انتقال مجدد بود و کمتر بودن این مشکلات در رقم پیشگام سبب کاهش کمتر عملکرد دانه این رقم شد. به نظر می‌رسد که در شرایط تنش کم‌آبی بعد از گلدهی به دلیل کاهش سرعت فتوسنتز جاری (شکل ۲)، ذخیره کربوهیدراتی ساقه کاهش می‌یابد. بنابراین ظرفیت انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها نیز از ساقه نسبت به شرایط شاهد رطوبتی کاهش پیدا می‌کند. در این شرایط سهم انتقال مجدد در پر شدن دانه کاهش یافته و سهم فتوسنتز جاری بیشتر می‌شود (Tatar et al., 2015; Yang et al., 1991).

در شرایط شاهد رطوبتی تفاوتی بین ارقام مورد بررسی از نظر کارایی انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها از ساقه به دانه‌های در حال رشد و سهم انتقال مجدد در شکل‌گیری عملکرد دانه نبود و تنش کم‌آبی این دو صفت را فقط در رقم سیوند به‌طور معنی‌دار کاهش داد. این کاهش با افت شدید عملکرد دانه این رقم در شرایط تنش کم‌آبی نیز همراه بود (جدول‌های ۱ و ۴). موافق با یافته‌های یانگ و همکاران (Yang et al., 1991) سهم انتقال مجدد مواد فتوسنتزی از ساقه‌ها به دانه‌های در حال رشد در این تحقیق در شرایط شاهد و تنش کم‌آبی پس از گلدهی کمتر از ۳۰ درصد بود.

نتیجه‌گیری

وقوع تنش کم‌آبی در این تحقیق از طریق کاهش هدایت روزنه‌ای و در نتیجه آن کاهش سرعت تعرق موجب افزایش معنی‌دار دمای برگ در هر دو مرحله اندازه‌گیری تبادلات گازی در ارقام مورد بررسی و کاهش عملکرد دانه شد. از این‌رو، به‌نظر می‌رسد که با توجه به سهولت اندازه‌گیری دمای برگ در مقایسه با دیگر صفات فیزیولوژیک موردبررسی در این تحقیق و تخریبی نبودن روش اندازه‌گیری آن، بتوان از این صفت به عنوان یک شاخص بسیار مناسب جهت بررسی

شدت تنش وارد شده به گیاه و در صورت بررسی‌های بیشتر در این زمینه موفق به تخمین میزان افت عملکرد دانه در ارقام گندم با استفاده از این شاخص در شرایط تنش‌های محیطی شد.

جدول ٤- مقایسه میانگین اثرات متقابل رژیم رطوبتی با رقم بر انتقال مجدد و پارامتر های مربوط به آن در ارقام گندم مناطق معتدله تحت تیمار تنش کم‌آبی پس از گلدهی

Table 4- Mean comparison of interaction between irrigation regimes and cultivar on dry matter remobilization and its parameters of temperate bread wheat cultivars under post-anthesis water deficiency

ارقام Cultivars	رژیم رطوبتی Irrigation regimes	انتقال مجدد ساقه Stem remobilization (mg stem^{-1})	کاهش نسبت به شرایط شاهد Reduction percentage compare to control	کارایی انتقال مجدد ساقه Efficiency of stem remobilization (%)	سهم نسبی ذخایر ساقه در عملکرد دانه Relative contribution of stem reserve in grain yield (%)
شاهد Control	سیوند Sivand	342 ^{abc}*		35.2 ^{a}	15.2 ^{a}
	سیروان Sirvan	304 ^{bc}		37.7 ^{a}	17.2 ^{a}
	پیشگام Pishgam	404 ^{a}		42.3 ^{a}	20.0 ^{a}
	اروم Orum	357 ^{abc}		39.2 ^{a}	18.9 ^{a}
تنش کم-آبی Water deficiency	سیوند Sivand	110 ^{d}	69	17.7 ^{b}	6.0 ^{b}
	سیروان Sirvan	261 ^{c}	14	35.2 ^{a}	16.0 ^{a}
	پیشگام Pishgam	362 ^{ab}	10	40.8 ^{a}	18.0 ^{a}
	اروم Orum	277 ^{c}	25	39.8 ^{a}	20.4 ^{a}

*در هر ستون و برای هر جزء میانگین‌هایی که دارای حروف مشابه هستند، بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال پنج درصد تفاوت معنی‌داری ندارند.

*Within columns and for each component means followed by the same letters based on Duncan's Multiple Range Test are not significantly different ($P < 0.05$).

اعمال تنش کم‌آبی پس از گلدهی موجب کاهش حدوداً ۳۰ درصدی عملکرد دانه در رقم‌های موردبررسی شد. با توجه به احتمال فراوان وقوع تنش خشکی در اواخر فصل رشد گندم در منطقه مورد مطالعه و اکثر مناطق کشاورزی ایران، بنابراین مطالعات بیشتر در ارتباط با شناخت بیشتر سازوکارهای مقابله با شرایط تنش خشکی و اصلاح رقم‌های گندم در این ارتباط ضروری می‌باشد.

منابع

Abdoli, M., and Saeidi, M. 2012. Using different indices for selection of resistant wheat cultivars to post anthesis water deficit in the west of Iran. Annals of Biological Research 3 (3): 1322-1333.

Abdoli, M., and Saeidi, M. 2013. Evaluation of water deficiency at the post anthesis and source limitation during grain filling on grain yield, yield formation, some morphological and phonological traits and gas exchange of bread wheat cultivar. Albanian Journal Agriculture Sciences 12 (2): 255-265.

Akbari, S., Kafi, M., and Rezvan Beidokhti, S. 2017. Effect of drought stress on growth and morphological characteristics of two garlic (*Allium sativum* L.) ecotypes in different planting densities. Journal of Agroecology 9 (2): 559-574.(In Persian with English Summary)

Ashraf, M. 2009. Biotechnological approach of improving plant salt tolerance using antioxidants as markers.

Biotechnology Advances 27: 84-93.
Austin, R.B. 1989. Genetic variation in photosynthesis. The Journal of Agricultural Science 112: 287-293.
Bihmidine, S., Hunter III, C.T., Johns, C.E., Koch, K.E., and Braun, D.M. 2013. Regulation of assimilate import into sink organs: update on molecular drivers of sink strength Front. Plant Science 4:1-15.
Blanco, I.A., Rajaram, S., Kronstad, W.E., and Reynolds, M.O. 2000. Physiological performance of synthetic hexaploid wheat derived populations. Crop Science 40:1257-1263.
Chaves, M.M., Flexas, J., and Pinheiro, C. 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. Annals of Botany-London 103: 551-560.
CIMMYT (International Maize and Wheat Improvement Center). 2014. Wheat improvement- The mandate of CIMMYT's global wheat program. [2014-11-12]. http://www.cimmyt.org/ en/what-we-do/wheat-research/item/wheat-improvementthe-mandate-of-cimmyt-s-global-wheat-program.
Cui, Y., Tian, Z., Zhang, X., Muhammad, A., Han, H., Jiang, D., Cao, W., Dai, T. 2015. Effect of water deficit during vegetative growth periods on post-anthesis photosynthetic capacity and grain yield in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). Acta Physiologiae Plantarum 37: 1–10.
Ehdaie, B., Alloush, G.A. and Waines, J.G. 2008. Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserve to grain yield in wheat. Field Crops Research 106: 34-43.
Ehdaie, B., Alloush, G.A., Madore, M.A., and Waines, J.G. 2006. Genotypic variation stem reserves and mobilization in wheat I. post anthesis change in internode dry matter. Crop Science 46: 735-746.
Erdem, Y., Shirali, S., Erdem, T., and Kenar, D. 2006. Determination or crop water stres index for irrigation scheduling of Bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Journal Agriculture and Forest 30: 195-202.
Eskandari, H., and Kazemi, K. 2010. Response of different bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes to post-anthesis water deficit. Notulae Scientia Biologicae 2: 49–52.
Farooq, M., Hussaine, M., Kadambot H., and Siddiquec, M. 2014. Drought Stress in Wheat during Flowering and Grain-filling Periods. Critical Reviews in Plant Sciences 33 (4): 331-349.
Galle, A., Florez-Sarasa, I., Thameur, A., Paepe, R., de Flexas, J., and Ribas-Carbo, M. 2010. Effects of drought stress and subsequent rewatering on photosynthetic and respiratory pathways in *Nicotiana sylvestris* wild type and the mitochondrial complex I-deficient CMSII mutant. Journal of Experimental Botany 61: 765–775.
Giunta, F., Motzo, R., and Deidda, M. 1993. Effect of drought on yield and yield components of durum wheat and triticale in a Mediterranean environment. Field Crops Research 33: 399–409.
Heidari, N., Pouryousef, M., and Tavakoli, A. 2015. Effects of drought stress on photosynthesis, its parameters and relative water content of anise (*Pimpinella anisum* L.). Journal of Plant Researches (Iranian Journal of Biology) 27(5): 829-839. (In Persian with English Summary)
Jamal, M., Nasir, M.S., Shah, S.H., and Ahmad, N. 2001. Varietal response of wheat to water stress at different growth stages, 111. Effect on grain yield, harvest index and protein content in grain. Rachis (ICARDA). Barley and wheat Newsletter 15: 38-45.
Jianwu, T., Paul, V.B., Brent, E.E., Ankur, R.D., and Kenneth, J.D. 2006. Sap-flux-upscaled canopy transpiration, stomatal conductance and water use efficiency in an old growth forest the GreatLakes region of the United States. Journal of Geophysical Research-Biogeosciences Vol. 111.
Karmollachaab, A., Siadat, A., Hamdi, H., Monjezi, H., and Kochakzadeh, A. 2017. Effect of filter cake on physiological traits and ear yield of sweet corn under late drought stress condition. Journal of Agroecology 9(2): 421- 432. (In Persian with English Summary)
Koc, M., Barutcular, C., and Genc, I. 2003. Photosynthesis and productivity of old and modern durum vheats in Mediterranean environment. Crop Science 43: 2089-2098.
Li, Y., Li, H., Li, Y., and Zhang, S. 2016. Improving water-use efficiency by decreasing stomatal conductance and transpiration rate to maintain higher ear photosynthetic rate in drought-resistant wheat. The Crop Journal CJ-00212: No of Pages 7.
Martinez, D.E., Luquez, V.M., Bartoli, C.G., and Guiamét, J.J. 2003. Persistence of photosynthetic components and photochemical efficiency in ears of water-stressed wheat (*Triticum aestivum* L.). Physiologia Plantarum 119: 1–7.
Mohammadi, H., Ahmadi, A., Yang, J., Moradi, F., Wang, Z., Abbasi A., and Poustini, K. 2013. Effects of nitrogen and ABA application on basal and distal kernel weight of wheat. Journal of Agricultural Science and Technology 15 (5): 889-900.

Moheb, A., Ibrahim, R.K., Roy, R., and Sarhan, F. 2011. Changes in wheat leaf phenolome in response to cold acclimation. Phytochemistry 72: 2294–2307.

Nassiri Mahallati, M., and Koocheki, A. 2017. Trend analysis of nitrogen use and productivity in (*Triticum aestivum* L.) production systems of Iran. Journal of Agroecology 9 (2): 360-378. (In Persian with English Summary)

Ni, Z., Liu Z., Huo, H., Li, Z.L., Wang, F.N.Q., and Li, X. 2015. Early Water Stress Detection Using Leaf-Level Measurements of Chlorophyll Fluorescence and Temperature Data. Remote Sensing 7: 3232-3249

Niari-Khamssi, N., Gassemi, K., Zehtab, S., and Najaphy, A. 2010. Effects of water deficit stress on field performance of chickpea cultivars. African Journal of Agriculture Research 5: 1973–1977.

Paul, K., Pauk, J., Deák, Z., Sass, L., and Vass, I. 2016. Contrasting response of biomass and grain yield to severe drought in Chappelle Desprez and Plainsman V wheat cultivars Peer J 1-24.

Reynolds, M., Bonnett, D., Chapman, S.C., Furbank, R.T. Manes, Y., Mather D.E., and Parry, M.A.J. 2010. Raising yield potential of wheat. I. Overview of a consortium approach and breeding strategies. Journal of Experimental Botany 1–14.

Riaz, R., and Chowdhry, M.A. 2003. Genetic analysis of some economic traits of wheat under drought condition. Australian journal of Plant Science 2 (10): 790-796.

Saradadevi, R., Bramley, H., Siddique, K.H.M., Edwards, E., and Palta, J.A. 2014. Contrasting stomatal regulation and leaf ABA concentrations in wheat genotypes when split root systems were exposed to terminal drought. Field Crops Research 162: 77–86.

Shangguan, Z., Shao, M., and Dyckmans, J. 2000. Effects of nitrogen nuttition and water deficit on net photosynthetic rate chlorophyll florescence in winter wheat. Plant Physiology 156: 45-51.

Slafer, G.A., Savin, R., and Sadra, V.O. 2014. Coarse and fine regulation of wheat yield components in response to genotype and environment. Field Crops Research 157: 71–83.

Tatar, O., Bruck, H., and Asch, F. 2015. Photosynthesis and remobilization of dry matter in wheat as affected by progressive drought stress at stem elongation stage. Journal of Agronomy and Crop Science 202 (4): 292-299.

Wanjura, D.F., Mass, S.J., Winslow, J.C., and Upchurch, D.R. 2004. Scanned and spotmeasured canopy temperatures of cotton and corn. Computers and Electronics in Agriculture 44: 33-48.

Xue, Q., Zhu, Z., Musick, J.T., Stewart, B.A., and Dusek, D.A. 2006. Physiological mechanisms contributing to the increased water-use efficiency in winter wheat under deficit irrigation. Journal of Plant Physiology 163: 154-164.

Yang, J., and Zang, J. 2006. Grain filling of cereals under soil drying. New Physiologist 169: 223–236.

Yang. R.C., Jana, S., and Clarke, J.M. 1991. Phenotypic diversity and association 0f some potentially droughtresponsive characters in durum wheat. Crop Science 31: 1484-1491.

Yooyongwech, S., Chaum S., and Supaibulwatana, K. 2012. Proline related genes expression and physiological changes in indica rice response to water-deficit stress. Plant Omics Journal 5 (6): 597-603.

Zhou, Y., He, Z.H., Sui, X.X., Xia, C., Zhang, X.K., and Zhang, G.S. 2007. Genetic improvement of grain yield and associated traits in the Northern China winter wheat region from 1960 to 2000. Crop Science 47: 245-253.

Journal of Agroecology
Vol. 11, No.2, Summer 2019, p. 723-737

نشریه بوم شناسی کشاورزی
جلد ۱۱، شماره ۲، تابستان ۱۳۹۸، ص ۷۳۷-۷۲۳

Effects of Post Anthesis Water Deficit on Physiological Characteristics of Current and Storage Sources and Production Capacity of Temperate Wheat Cultivars

F. Sayadi[1], M. Saeidi[2*], S. Jalali-Honarmand[2], Sh. Sasani [3] and M.E. Ghobadi[2]

Submitted: 20-10-2017
Accepted: 05-05-2018

Sayadi, F., Saeidi, M., Jalali-Honarmand, S., Sasani, Sh., and Ghobadi, M.E. 2019. Effects of post anthesis water deficit on physiological characteristics of current and storage sources and production capacity of temperate wheat cultivars. Journal of Agroecology. 11 (2):723-737.

Introduction

Wheat (*Triticum aestivum* L.) is one of the most important crops in the world, which plays the greatest role in feeding the world's population. The crop yield (such as wheat) is determined by the interaction between genetic and environmental factors. Among environmental factors, water deficit in many agricultural areas is the major obstacles for achieving optimal crop yield including wheat. The carbohydrates that are needed for grain growth are provided from two sources (1) during grain filling via leaves photosynthesis (current source) and (2) excess carbohydrates that are produced after and before anthesis and stored in the stem and then remobilized to the growing grains during grain filling stage (storage source). The decline of photosynthetic activity is the main sign of leaf senescence. It is generally accepted that cultivars that are able to preserve photosynthesis rate of leaves for a longer time, also, have more grain yield. Drought stress that occurs after anthesis can significantly affect on the power of both current and storage sources of wheat. These effects via reduction of grain filling rate and grain filling duration can lead to the reduction of grain size and then grain yield.

Materials and methods

This research was conducted to evaluate the effect of post-anthesis water deficit on physiological characteristics of current and storage sources and also to identify strategies for increasing grain yield of two wheat growth types include 1) spring growth type (Sivand and Sirvan) and facultative growth type (Pishgam and Orum). This research was applied to the research farm of Razi University. The experiment was laid out as split plot based on randomized complete block design (RCBD) in three replications. Water deficit was conduct in two levels (control and water deficit from anthesis till maturity) in main plot and wheat cultivars in subplot. Density was considered 400 plants per square meter. Sowing date was at 21 October 2016. To evaluate the power of current sources, gas exchange of leaves (photosynthesis rate, stomatal conductance, transpiration rate, temperature, CO_2 concentration in sub stomatal cavity, fluorescence chlorophyll and stomatal conductance) and also for evaluating the power of storage sources, remobilization of carbohydrates from stem to the growing grains was measured.

Results and discussion

With respect to the results, in control and water deficit conditions, Sivand and Orum cultivars with 8435 and 5255 $kg.h^{-1}$ had the highest and the lowest grain yield, respectively. Application of post-anthesis water deficit caused 36, 28, 24 and 26 percent reduction in grain yield of Sivand, Sirvan, Pishgam and Orum cultivars respectively. In control treatment, 7 and 21 days after anthesis, Sivand and Sirvan had the highest photosynthesis rate, transpiration rate, stomatal conductance and maximum efficiency of photosystem II and the lowest leaf temperature. In both times Orum cultivar had the lowest photosynthesis rate and also transpiration rate, stomatal conductance and maximum efficiency of photosystem II and the highest leaf temperature. Water deficit in 7 and 21 days after anthesis significantly increased leaf temperatures and significantly reduced Sub-stomatal CO_2,

1- Graduate Student of Agronomy- Crop Physiology, Plant Production and Genetic Engineering Department, Razi University, Kermanshah, Iran.
2- Associated Professor, Plant Production and Genetic Engineering Department, Razi University, Kermanshah, Iran.
3- Assistant Professor, Dryland Agricultural Research Institute (DARI), Kermanshah, Iran.
(*- Corresponding Author Email: msaeidi@razi.ac.ir)
Doi:10.22067/jag.v11i2.68087

stomatal conductance, transpiration rate and maximum efficiency of photosystem II. Pishgam cultivar had the highest remobilization in two water regimes. The Relative contribution of stem reserve in grain yield in all evaluated cultivars was less than 30%.

Conclusion

The application of post-anthesis water deficit stress through decreasing stomatal conductance and consequently reducing transpiration rate significantly increased leaf temperature and decreased grain yield. Therefore, it seems that considering the ease of measuring leaf temperature in comparison with other physiological traits examined in this study and not destroying the method of measuring it, this trait can be considered as a very suitable indicator for investigation. Then with further study, it is possible to estimate the grain yield loss in wheat cultivars using this indicator in environmental drought stress conditions. Application of post-anthesis water deficit on average caused 30% reduction in grain yield in spring and facultative growth type cultivars. Regarding to the high probability of occurrence of drought stress at the end of the growing season of wheat in the studied area and most of Iran's agricultural areas, therefore, further studies on the recognition of the mechanisms of coping with post-anthesis drought stress conditions and the breeding of wheat cultivars in this regard, are necessary.

Keywords: Chlorophyll fluorescence, Leaf temperature, Photosynthesis rate, Remobilization, Transpiration rate